

Die Entwicklung des Antheridiums von *Anthoceros*.

Von **M. Waldner.**

(Mit 1 Tafel.)

Wohl keine unter den dermalen zu den Lebermoosen gerechneten Formengruppen zeigt so viel Eigenthümliches und Abweichendes, als die *Anthocerot*en. Erinnern sie einerseits durch die Ausbildung eines sterilen Gewebestranges in der Kapsel und durch das Vorhandensein von Spaltöffnungen in der Kapselwand an die Laubmoose, so reihen sie sich anderseits wieder durch die Ausbildung balkenförmiger, allerdings nur Spuren von spiraler Verdickung zeigender Zellen (Elateren), und namentlich durch die Ausbildung eines vollkommen blattlosen Thallus den Lebermoosen an, unterscheiden sich aber von diesen wieder durch das Fehlen einer eigentlichen Kalyptra. Noch mehr muss es befremden, die Geschlechtsorgane, die ja bei allen übrigen Lebermoosen aus oberflächlichen Zellen ihren Ursprung nehmen, gleich vom Anfange an im Gewebe eingeschlossen zu sehen.

Die ersten Untersuchungen dieser, wie so vieler anderer Kryptogamen verdanken wir Hofmeister. Antheridien und Archegonien von *Anthoceros* sind nach ihm endogene Bildungen. Für letztere lieferte Janeczewski den Nachweis, dass sie aus oberflächlichen Segmentzellen hervorgehen, sich jedoch nicht, wie jene bei *Riccia* und *Marchantia* über den Thallus erheben, sondern vom Anfange an im umliegenden Gewebe stecken bleiben. Bezüglich der Antheridien gelten noch heute die später zu erwähnenden Angaben Hofmeister's, nach welchen nicht bloß die Anlage, sondern auch die Entwicklung dieser Organe in einer von allen übrigen Lebermoosen durchaus verschiedenen Weise vor sich gehen würden, was a priori um so unwahrschein-

licher erscheint, als die Untersuchungen Janczewski's bezüglich der Archegonien dem doch eine gewisse Uebereinstimmung nachgewiesen haben. Eine Wiederaufnahme der Hofmeister'schen Untersuchungen erschien daher auch bezüglich der Antheridien als wünschenswerth, und es ist Zweck nachfolgender Zeilen, die von mir erhaltenen Resultate dem botanischen Publicum mitzutheilen.

Bevor ich jedoch auf dieselben übergehe, will ich vorerst die unter den Lebermoosen bis nun bekannten Entwicklungstypen übersichtlich zusammenfassen:

Bei den Anthoceroten¹ hebt sich nahe der Vegetationspitze eine Gruppe von beiläufig 16 Zellen der obersten Zellschichte vom Gewebe unter ihr ab; es entsteht eine linsenförmige Lücke, ein Intercellularraum, der, mit wässriger Flüssigkeit erfüllt, nach aussen nur von einer einfachen Zellschichte bedeckt ist. Nach einigen Längs- und Quertheilungen der Zellen ihrer Grundfläche wachsen einzelne der so entstandenen kleineren Zellen papillös in den Intercellularraum hinein und trennen sich durch eine Querwand von der Tragzelle ab. In der so entstandenen halbkugeligen Endzelle treten nun, entweder sogleich, oder nach 1 bis 2 Querwänden, Theilungen durch wechselnd geneigte Wände auf. Jede der so entstandenen Zellen wird durch eine radiale Längswand halbirte, es entsteht ein kurzer keuliger Gewebecylinder aus vier senkrechten Zellreihen zusammengesetzt. Eine Zelle des seinem Scheitel zweitnächsten Doppelpaares von Zellen theilt sich durch eine Wand, die, der Längsachse des Organes parallel, mit den Seitenwänden der Mutterzellen einen Winkel von 45° bildet. Durch zweimalige Theilung dieser inneren Zelle entsteht in der Spitze der jungen Antheridie eine Gruppe von vier inneren tetraëdrischen Zellen, die von vier tafelförmigen Zellen umhüllt wird. Diese äusseren Zellen theilen sich fortan nur durch auf die Aussenfläche senkrechte Wände; es vermehrt sich wohl die Zahl der Zellen, aber sie stellen stets eine einfache Zellschichte dar, die den Zellkörper umhüllt, der aus der andauernden Vermehrung der vier inneren Zellen nach allen drei Richtungen des Raumes hervorgeht. Auf

¹ Hofmeister, vergleiche Untersuchungen etc. pag. 4.

seiner letzten Entwicklungsstufe besteht der kugelige Antheridiumkörper aus kleinen, fast tafelförmigen Zellen, den Mutterzellen der Spermatozoiden. Die den Hohlraum nach aussen abschliessende Deckschicht zerreisst unregelmässig, die Zellen der Antheridienwandung weichen an der Spitze auseinander, die Samenbläschen gelangen in die umgebende Flüssigkeit, in der die Spermatozoiden, die nach Auflösung der Membran der Bläschen frei geworden, langsam sich herumbewegen.

Aus dieser Darstellung ergibt sich, dass Hofmeister die Bildung des Intercellularraumes als das primäre annimmt, und weiters, dass nach seiner Ansicht das erst später entstehende Antheridium ein länger dauerndes Scheitelwachsthum mit zweischneidiger Scheitelzelle besitzt, und dass der endlich mit Samenbläschen erfüllte Innenraum des Antheridienkörpers aus einer Zelle (Innenzelle eines Segmentes) hervorgeht.

Das erste Stadium der Antheridie von *Riccia*¹ ist eine junge Aussenzelle, die, vorher in nichts von ihren Nachbarzellen unterschieden, vorerst alle weiteren Theilungen einstellt, sich dafür um das Mehrfache vergrössert und eine deutlich ovale Form annimmt. Die ersten Theilungen erfolgen stets durch Wände, die auf der Längsachse senkrecht, mit der freien Oberseite des Laubes parallel verlaufen. Es zerfällt dadurch die Antheridien-Mutterzelle in 4 bis 6 übereinander liegende Cylindersegmente, in welchen die Weiterentwicklung ziemlich gleichzeitig beginnt.²

Wahrscheinlich zerfällt dann jedes Segment zuerst in zwei symmetrische Hälften und jede der letzteren wieder in zwei gleiche Hälften, die vier Theilzellen würden dann nach Art von Kreisquadranten gruppiert sein. Von der weiteren Entwicklung ist nur so viel gewiss, dass horizontale und verticale Scheidewände abwechselnd auftreten, und dass die äusserste, periphe-

¹ Kny, „Über Entwicklung der Riccien“, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. V. pag. 377.

² Auffällig ist, dass hier eine Abtrennung der papillösen Vorwölbung von der Traggzelle durch eine Querwand, wie wir sie überall finden, nicht erfolgt, vielmehr die ganze papillös ausgewachsene Zelle, ohne einen Stiel zu bilden, zur Bildung des Antheridienkörpers verwendet wird.

rische Zellschichte in Raschheit der Theilungen hinter dem inneren Kern entschieden zurückbleibt; es bildet sich so eine allseitig geschlossene Hülle, welche sowohl durch Grösse und Form der Zellen als auch durch ihren weniger protoplasmareichen Inhalt vom ungeschlossenen Körper absticht. Zur Zeit der Reife stellt die Antheridie ein ovales oder birnförmiges Agglomerat von tesseralen Zellen dar, deren noch deutlich erkennbare Anordnung auf ihre Entstehung in gemeinschaftlichen, horizontal gestreckten Mutterzellen einen Rückschluss erlaubt. Jede dieser tesseralen Zellen wird zur Mutterzelle eines Spermatozoids.

Grosse Uebereinstimmung mit den Riccien zeigt die Antheridientwicklung von *Marchantia*, die zuerst von Hofmeister und zuletzt von Strasburger¹ studirt wurde, deren Verlauf folgender ist: Einzelne Zellen der Oberseite, am Rande der noch im Wachstume begriffenen Antheridien Scheibe, wölben sich nach aussen, bald wird ihr freier Aussentheil von dem ursprünglichen Zellraume durch eine Querwand abgetrennt und rundet sich ab. Nachdem er zunächst an Grösse noch zugenommen, theilt er sich durch eine Querwand parallel zur Scheibenfläche in einen oberen grösseren und einen unteren kleineren Theil. Der untere wird zum Stiele, der obere zum Antheridienkörper. Dieser obere Theil entwickelt sich nun weiter, bald sieht man eine neue Quertheilung in demselben erfolgen und über dieser alsbald eine zweite und dritte. Hiemit ist das Scheitelwachsthum der jungen Antheridie für die meisten Fälle abgeschlossen, sie besteht aus der Stielzelle und drei übereinander liegenden Antheridienzellen.

In der untersten dieser Antheridienzellen, und alsbald auch in den beiden höheren, sieht man nun je zwei Längstheilungen erfolgen durch Scheidewände, welche sich unter rechten Winkeln schneiden und zunächst also diese unterste Antheridienzelle in vier nach Art von Kreisquadranten gruppirte Theile zerlegen. Jeder dieser vier Theile zerfällt dann weiter durch je eine der Aussenfläche des Antheridiums parallele Wand in einen äusseren

¹ Strasburger, „Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei *Marchantia polymorpha*“, Pringsheims Jahrb. f. w. Bot. VII, pag. 409.

und einen inneren Theil, d. h. in je eine Wandzelle und je eine Urmutterzelle für die Spermatozoiden.

Die weitere Entwicklung der Wandschichte sowohl, wie des Antheridienkörpers erfolgt mit grosser Regelmässigkeit: Durch radiale Längswände verdoppelt sich die Zahl der Zellen in der Wandschichte, ebenso vervielfacht sich die Zahl der Innenzellen durch Auftreten von Querwänden und abermaliger Theilung über's Kreuz in jeder der so entstandenen neuen Zellen; auch in der Stielzelle, die sich vorerst über's Kreuz getheilt, treten zwei bis drei Quertheilungen auf.

Im fertigen Zustande besteht sodann das Antheridium aus einem von zwei bis drei Etagen von je vier übereinander liegenden Zellen gebildeten Stiele, einer einzelligen Hüllschichte und dem von dieser umschlossenen, kugeligen, aus kubischen Zellchen bestehenden Antheridienkörper.

Auch bei den frondosen wie foliosen Jungermannien¹ gehen die Antheridien aus Oberflächenzellen hervor, ihre Ausbildung erfolgt im Wesentlichen gleich:

Die durch das Auswachsen der Antheridien - Mutterzelle keulige Papille wird durch eine Querwand von der Tragzelle getrennt und differenzirt sich nun durch eine abermalige Quertheilung in eine niedere scheibenförmige Stielzelle und eine nahezu kugelförmige Endzelle. Aus jener geht durch Wiederholung der Quertheilung der Stiel, aus dieser der Körper des Antheridiums hervor. Die Zahl der Quertheilungen in der Stielzelle ist nach der Art verschieden, zeigt aber auch bei derselben Art nicht unbedeutende Schwankungen. Selten besteht der Stiel nur aus einer Zellreihe, in der Regel sind deren zwei vorhanden. Die oberste Stielzelle, welche unmittelbar an den Körper des Antheridiums grenzt, wird nach dieser Seite hin weiter und ist immer quadrantisch getheilt. Die kugelige Endzelle zerfällt zuerst durch eine Längswand in zwei nahezu gleiche Hälften, deren jede nun in vollkommen gleicher Weise sich ausbildet. Eine Längswand, die sich in einiger Entfernung vom Scheitelpunkte und unter circa 45° an die erste Theilungswand ansetzt,

¹ Leitgeb, „Untersuchungen über die Lebermoose“, Heft II.

trifft seitlich die Oberfläche der halbkugeligen Zelle in der Mitte ihrer Querausdehnung. Es sind so zwei Zellen entstanden von gleicher Höhe und gleicher peripherischer Ausdehnung, aber verschiedener radialer Tiefe. Die grössere derselben, die sich nach innen keilig zuschärft, zerfällt zunächst in zwei Zellen, indem eine Wand, welche die beiden ersten Wände unter gleichen Winkeln, die Aussenwand aber in der Mitte ihrer Höhe trifft, eine trichterförmige bis an die oberste Stielzelle reichende axile Zelle herausschneidet, die durch eine ihrer freien Aussenfläche parallel verlaufende Wand in eine Deckelzelle und eine innere Zelle zerlegt wird. Ganz derselbe Theilungsvorgang findet auch in der anderen halbkugeligen Zelle statt, doch so, dass bei der Aufeinanderfolge der zweiten und dritten Theilungswand dieselbe Umgangsrichtung wie in der ersten Hälfte eingehalten wird. Es besteht jetzt der Körper des Antheridiums aus zwei inneren (centralen) Zellen, welche von sechs Hüllzellen (vier seitlichen und 2 Deckzellen) umschlossen sind, die gegen den Antheridiumstiel hin aber unmittelbar an die oberste Stielzelle angrenzen. Aus den beiden Innenzellen gehen nun durch weitere senkrecht zueinander verlaufende Theilungen endlich die anfangs kubischen Mutterzellen der Spermatozoiden hervor. Abweichungen von dieser normalen Entwicklung kommen dadurch zu Stande, dass hie und da die zuerst eintretende Halbierung der Zelle unterbleiben kann, so dass gewissermassen nur eine Hälfte und so nur eine Innenzelle ausgebildet wird, oder dass nach Bildung der beiden Hälften und Auftreten der „zweiten Theilungswand“, schon nach Bildung der ersten Hüllzelle, sogleich die Bildung der Innenzelle erfolgt; es erfährt aber die spätere Gruppierung der Zellen durch diese Modification kaum eine merkliche Veränderung. Eine andere Abweichung (*Scapania*) besteht darin, dass in der kugeligen Endzelle Quadrantentheilung eintritt, worauf dann in jeder der vier quadrantischen Zellen die Sonderung in Innen- und Aussenzellen erfolgt.

Es ist dies keine so wesentliche Abweichung, und besteht der Unterschied nur darin, dass in dem einen Falle die vier Quadranten gleiche radiale Tiefe haben und sich in Folge dessen gleich ausbilden, während in dem anderen Falle die Bildung

von Innenzellen in den beiden Quadranten in Folge ihrer geringen radialen Tiefe unterbleibt.“

Angeregt durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Leitgeb, unterzog ich die seit Hofmeister nicht mehr studirten Antheridien von *Anthoceros* einer möglichst genauen Untersuchung und stellte mir zunächst die Aufgabe, den Bau der fertigen Antheridie kennen zu lernen, sodann nach successive jüngeren Entwicklungsstadien zu suchen, um an ihnen den Entwicklungsgang zu erforschen. Als Materiale hiezu benützte ich sowohl unsere einheimischen Arten: *A. laevis* und *punctatus*, als auch eine vom Herrn Prof. Leitgeb mir freundlichst zur Verfügung gestellte neuseeländische Species.

Betrachtet man die Oberseite des Thallus bei durchfallendem Lichte, so gewahrt man im Inneren desselben schon bei Loupenvergrößerung bräunliche, kugelige Körper. An älteren Thallustheilen zeigen sich an jenen Stellen Löcher, welche zu den erwähnten Körpern führen. Am Längsschnitte gesehen, erkennt man jene Gebilde sofort als Antheridien, die, in einem Hohlraume des Thallus stehend, ringsum von Gewebe eingeschlossen sind. Zumeist findet sich in jedem Hohlraum nur ein einziges Antheridium, seltener zwei, dann aber ist fast immer das eine zu Gunsten des anderen mehr oder weniger verkümmert. Ihre Lage ist immer eine ganz bestimmte: Gegen die Vegetationsspitze hin geneigt, grenzen sie nach innen an langgestrecktere Zellen an, nach aussen überdecken stets zwei Zellschichten den Hohlraum.

Das Antheridium selbst ist ein kugeliges Körper auf kürzerem oder längerem Stiele. Der Stiel besteht aus zwei oder mehreren Stockwerken von je vier quadrantisch geordneten Zellen, nur das unmittelbar an den Antheridienkörper angrenzende Stockwerk erweitert sich gegen denselben und besteht aus acht Zellen. Im reifen Zustande des Antheridiums ist man oft kaum mehr im Stande den Stiel zu erkennen, da er durch den stark entwickelten Antheridienkörper zusammengedrückt wird, daher das Antheridium sitzend erscheint. Der Körper des Antheridiums, der aus lauter kleinen kubischen Zellehen, den Mutterzellen der Spermatozoiden besteht, ist von einer einzigen, aber deutlich erkennbaren Zellschichte als Hülle umgeben, deren Zellen durch braun gefärbten Inhalt ausgezeichnet sind. Schon

vor der völligen Reife des Antheridiums werden die zwei den Hohlraum nach aussen überdeckenden Zellschichten unregelmässig zerrissen; es entstehen dadurch jene Löcher, die man schon bei geringer Vergrösserung an der Oberseite des Laubes bemerkt und durch welche die freigewordenen Spermatozoid-Mutterzellen nach aussen gelangen.

Das jüngste Entwicklungsstadium, das mit Bestimmtheit als Antheridiumanlage zu erkennen war, ist eine durch Form und Grösse ausgezeichnete, keulige Zelle eines rückenständigen Segmentes, in der Nähe des fortwachsenden Scheitels. Mit den Zellen des unliegenden Gewebes durchaus in Verbindung, wird sie nach aussen hin von zwei Zellschichten bedeckt, die nachweisbar durch Spaltung einer Zellschichte entstehen (Fig. I und II). Zum Verständnisse des eben Gesagten muss ich erwähnen, dass das Spitzenwachstum der Anthoceroeten durch mehrere am Scheitel des Sprosses gelegene Zellen vor sich geht, von denen jede, ohne Rücksicht auf ihre morphologische Werthigkeit, abwechselnd nach der Rücken- und Bauchseite gelegene Segmente abschneidet und durch auf der Laubfläche senkrechte Wände in zwei nebeneinander liegende Randzellen zerfällt.¹

An einem durch den Scheitel geführten Längsschnitte sieht man daher die rücken- und bauchständigen Segmente zickzackförmig ineinandergreifen, und es lässt sich auch etwas entfernter vom Scheitel, trotz der schon erfolgten weiteren Theilungen, der Umriss eines Segmentes häufig noch deutlich erkennen (Fig. I, die stärker gehaltenen Wände).

Solche Antheridienanlagen, deren ich viele gesehen, zeigten immer dieselbe, ganz bestimmte Lage zu den unliegenden Zellen: Sowie das fertige Antheridium grenzen sie nach innen immer an langgestrecktere Zellen an (Fig. I und II) und sind nach aussen stets von zwei Zellschichten bedeckt, die (wie aus Fig. I bis III zu ersehen) durch Spaltung einer Zellschichte entstanden sind. Diese Umstände drängen zur Annahme, dass

¹ Es ist dies also derselbe Wachstumstypus, der auch den Marchantiaaceen, der *Pellia calycina*, der *Blasia* zukommt und den Kny als den der Scheitelkante bezeichnet. Eine der Zellen als Scheitelzelle zu bezeichnen, wie es auch hier vielleicht richtiger wäre, ist für die folgende Darstellung überflüssig.

die Theilungen im Segmente, denen die junge Antheridienmutterzelle ihre Entstehung verdankt, stets dieselben sind und in ganz bestimmter Weise erfolgen müssen. Trotz vieler Mühe gelang es mir nicht, diese Zellentheilungsfolge zu ermitteln, da ich wegen der Gleichartigkeit der Zellen in noch jüngeren Segmenten nicht im Stande war, die Antheridiummutterzelle zu erkennen. An Alkoholobjecten, wo der Inhalt der Zellen zu sehr verändert ist, wird dies überhaupt kaum möglich sein.

Am frischen Materiale, wovon mir leider zu wenig Brauchbares zu Gebote stand, dürfte der Inhalt der zur Antheridienmutterzelle werdenden Zelle des Segmentes einen sicheren Anhaltspunkt für ihre Erkennung bieten.

Man übersieht sogar ein obengenanntes Stadium (Fig. I) leicht oder trägt wenigstens Bedenken, es als Antheridiumanlage zu deuten, wenn nicht in dessen Nähe (Fig. II) ein weiter entwickeltes vorhanden ist, das jeden Zweifel durch Vergleich beseitigt.

Die junge Antheridienmutterzelle vergrößert sich nun vorerst, den umgebenden Zellen innig anliegend, und theilt sich durch eine Längswand in zwei gleiche Hälften. Jede dieser Hälften zerfällt nun durch eine auf die erste Wand senkrechte in zwei gleiche Theile. Das Antheridium besteht jetzt aus vier Zellen von gleicher Höhe und radialer Tiefe, nach Art von Cylinderquadranten gruppiert.

In jeder dieser Zellen tritt nun ungefähr in halber Höhe eine Querwand auf und es zerfällt so die junge Antheridie in zwei übereinander liegende Stockwerke, die als das apicale und basilare unterschieden werden können. Im letzteren wird nun in der Regel durch eine abermalige Quertheilung eine niedere Querscheibe abgeschnitten (Fig. III, *t*) und es folgt nun im apicalen Stockwerke die Differenzirung von Innen- und Aussenzellen, die dann auch in der niederen Querscheibe vor sich geht; oder es unterbleibt vorerst die Bildung der letzteren und es beginnt schon unmittelbar nach dem Auftreten der ersten Quertheilung (also vor der Anlage der niederen mittleren Querscheibe) im apicalen Stockwerke die oben erwähnte Differenzirung von Wand- und Innenzellen, durch das Auftreten von zur freien Oberfläche parallelen Wänden (Fig. IV, *i*).



Auch in dem häufigeren Falle, als, wie oben erwähnt, der ersten Quertheilung sehr rasch eine zweite folgt und somit eine niedere mittlere Querscheibe gebildet wird, werden in den vier am Scheitel gelegenen Zellen durch denselben Theilungsvorgang Innen- und Aussenzellen gebildet (Fig. V a, *i i*). Von oben gesehen (Fig. V b) erscheinen die ersten Längswände über's Kreuz gestellt, der innere, kleinere Kreis entspricht dem optischen Durchschnitte der die Innenzellen abschneidenden Wände (*i i*).

Mit dem Auftreten der ersten Theilungen beginnt sich das junge Antheridium von der Verbindung mit den Nachbarzellen loszutrennen (Fig. III und IV); es entsteht ein anfangs kaum erkennbarer, sich aber immer mehr vergrößernder Hohlraum im Thallusgewebe, in welchen das Antheridium nurnehr durch die vier Zellen des untersten Stielstockwerkes mit dem Gewebe in Verbindung frei hineinragt.

An dieser Stelle möchte ich auch einer abnormen Bildung Erwähnung thun, die ich ein paar Male fand. Im Gewebe des Thallus zeigte sich ein Complex von lauter kleinen kubischen Zellehen ganz derselben Form wie im reifen Antheridiumkörper, der, ohne von einer wahrnehmbaren Wandschicht umschlossen zu sein, direct dem umgebenden Gewebe angrenzte. Offenbar haben wir es mit einem abnorm entwickelten Antheridium zu thun. Einmal fand ich die diesen Zellcomplex nach aussen abschliessenden, hier dreischichtigen, Deckschichten bereits unregelmässig zerrissen; es war eine Austrittsöffnung gebildet ganz so wie über normal entwickelten Antheridien. Ob in diesen Fällen, die lebhaft an die fertigen, durch nachträglich starkes Wachstum der umgebenden Zellen ins Gewebe versenkten Antheridien von *Riccia* erinnern, eine Trennung der jungen Antheridie vom umliegenden Gewebe überhaupt niemals stattgefunden, oder ob der vielleicht anfänglich vorhanden gewesene Hohlraum durch starke Entwicklung des Antheridienkörpers später so vollständig ausgefüllt wurde, dass eine eigene Antheridienwandung nicht mehr zu erkennen war, oder ob, wie es immerhin möglich wäre, eine solche überhaupt gar nicht angelegt wurde, wage ich nicht zu entscheiden, da Jugendzustände dieser abnormen Bildung nicht aufzufinden waren.

Verfolgen wir nun wieder das Antheridium in seiner Weiterentwicklung nach der in seinem Scheitel erfolgten Differenzierung von Aussen- und Innenzellen: Durch Querwände die in basipetaler Folge auftreten, wird der untere Theil des Antheridiums (Fig. IV und V, *u*) in mehrere übereinander liegende Stockwerke von je vier quadrantisch geordneten Zellen getheilt (Fig. II). Nun folgt in dem unmittelbar den Scheitelzellen grundwärts anliegenden Stockwerke (der niederen tafelförmigen Zelle (Fig. III, *t*), zumeist auch im nächst tieferen, die Sonderung in Innen- und Aussenzellen durch zur Oberfläche des Antheridiums parallele Wände (Fig. II, *p*). Die vier Innenzellen dieser beiden Stockwerke (eventuell nur des einen) mit den vier Innenzellen der scheidelständigen Zellen bilden den Körper des Antheridiums — (respective die Urmutterzellen der Spermatozoiden) —. Er ist umhüllt von zwölf Aussenzellen (Hüllzellen) und grenzt nach unten unmittelbar an das oberste Stockwerk des Stieles (*o* in Fig. VI *a*), das sich hier etwas erweitert und dessen Zellenzahl sich durch radiale Längswände (*r r* in Fig. VI *a*) später verdoppelt. Alle übrigen Stockwerke des Stieles bestehen immer nur aus je vier übereinander gelegenen Zellen, die schon durch die ersten Längstheilungen im Antheridium entstanden sind.

Die weiteren Theilungen in den Hüllzellen sowohl, wie in den Innenzellen erfolgen mit grosser Regelmässigkeit. Die Hüllzellen theilen sich fortan immer durch auf die Oberfläche des Antheridiums senkrechte, unter sich rechtwinkelig schneidende Wände, und folgen so der raschen Umfangszunahme des Antheridiumkörpers, dessen Zellen sich stets durch aufeinander senkrechte Wände theilen (Fig. VII). Im fertigen Zustande endlich besteht der kugelige Antheridienkörper aus lauter kleinen, kubischen, dicht mit Protoplasma erfüllten Zellehen — (den Mutterzellen der Spermatozoiden) — umgeben von einer einschichtigen Hülle.

In Zusammenfassung des im Vorstehenden über die Anlage und Entwicklung des Antheridiums von *Anthoceros* Mitgetheilten ergibt sich vorerst, dass sich dieses Lebermoos in Bezug auf beide Vorgänge wesentlich von allen übrigen Lebermoosen unterscheidet. Bei diesen ist die Antheridiummutterzelle ausnahmslos eine Oberflächezelle, ihre so häufig vorkommende

Versenkung in das Thallusgewebe ist ein secundärer Vorgang; bei *Anthoceros* aber wird aus dem dorsalen Segmente durch eine der freien Aussenfläche parallele Wand eine zur Decke sich umbildende Aussenzelle von einer inneren abgeschnitten, aus der erst (auf eine nicht weiter bekannte Weise) die Antheridien-Mutterzelle hervorgeht. Das Antheridium von *Anthoceros* ist somit in der That eine endogene Bildung.

Aber auch die Theilungsvorgänge in der die Antheridienanlage darstellenden Zelle sind wesentlich verschieden von denen aller übrigen Lebermoose. Während nämlich die ersten Theilungen im Antheridium von *Anthoceros* stets durch Längswände erfolgen, sehen wir bei allen übrigen Lebermoosen vorerst Querwände auftreten. Bei den Riccien wird (wenigstens nach den Angaben Kny's) die ganze papillös ausgewachsene Antheridium-Mutterzelle vorerst durch Querwände in Stockwerke zerlegt, die sämtlich zur Bildung des Antheridienkörpers verwendet werden¹; bei *Marchantia* wird von der, durch eine Querwand von der Tragzelle abgeschnittenen, papillösen Endzelle vorerst eine Stielzelle abgeschnitten, und die zum Antheridienkörper sich umbildende Zelle theilt sich, wie bei Riccia, ebenfalls vor Auftreten von Längswänden in mehrere (drei) übereinander liegende Stockwerke; bei den Jungermannieen endlich differenzirt sich in gleicher Weise vorerst die Stielzelle von der den Antheridienkörper bildenden, in dieser aber treten sogleich Längswände auf, die zur Sonderung von Innen- und Wandzellen führen, so dass also der Antheridienkörper nur aus einem (dem obersten) Stockwerke hervorgeht. *Anthoceros* hält also gewissermassen zwischen den Riccien und Marchantien einerseits, und den Jungermannieen andererseits die Mitte. Es werden nicht nur die vier Innenzellen des obersten (Scheitel-) Stockwerkes, sondern auch die Innenzellen eines, meist jedoch zweier tieferer Stockwerke in die Bildung des Antheridienkörpers mit einbezogen. Es unterscheidet sich aber *Anthoceros*, wie schon erwähnt, von allen Lebermoosen durch das vorerstige Auftreten von Längswänden und die spätere Differenzirung des Antheriumstieles.

¹ Nach Kny fehlt also die Stielbildung (?).

Wenn wir aber auch von allen diesen Theilungsverschiedenheiten absehen, bleibt die Ausbildung einer so ausgeprägten Wandschichte des Antheridiums völlig unerklärlich. Ringsum vom Thallusgewebe eingeschlossen bedürfte das Antheridium keines solchen Schutzes, wie die an der Oberfläche stehenden Antheridien der übrigen Moose. Sehen wir doch auch bei den Riccien die Wandschichte, nach dem Versenken des Antheridiums ins Gewebe, successive soweit verkümmern, dass es oft sehr schwer wird, das Vorhandensein derselben auch nur nachzuweisen.

Ganz etwas Ähnliches sehen wir bei den Marchantiaceen. Auch die Archegonienbildung kann zur Betrachtung herbeigezogen werden: Bei *Anthoceros* ist auch das Archegonium vollständig mit dem Thallusgewebe verschmolzen; aber so wie beim Antheridium sehen wir in der dem Bauchtheile des Archegoniums entsprechenden Zelle¹ vorerst die Sonderung in eine Innenzelle und drei peripherische auftreten², also ebenfalls eine Wandschicht sich ausbilden, wie sie in ganz gleicher Weise auch bei den übrigen Lebermoosen auftritt, wo die Archegonien, weil über die Thallusoberfläche hervorstehend, einer solchen schützenden Hülle der später die Embryonalzelle bildenden Innenzelle bedürfen. Es fehlt aber die Ausbildung dieser Hülle (Bauchwandschichte) den ins Gewebe versenkten Archegonien der Gefäßkryptogamen und die Embryonalzelle grenzt unmittelbar an das Gewebe des Prothalliums³.

Die Differenzirung einer so vollkommen individualisirten Wandschichte bei den Antheridien von *Anthoceros* und in gewissem Sinne auch bei den Archegonien, und der Umstand, dass die Bildung dieser Hüllschichten vollkommen der der übrigen Lebermoose gleicht, lässt wohl die Annahme als wahr-

¹ Deren Anlage aus dem dorsalen Segmente ganz der Anlage der Antheridien-Mutterzelle entspricht.

² Vergleiche Jan e z e w s k y: „Vergl. Unters. über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums.“ in Bot. Zeit. 1872, pag. 414.

³ Bei den Marsileaceen deutet Jan e z e w s k y (l. c. pag. 417) freilich die die Embryonalzelle umgebenden Zellen als zum Archegonium gehörend.

scheinlich erscheinen, dass die Versenkung der Archegonien und die endogene Entstehung der Antheridien abgeleitete Vorgänge sind, dass also die hypothetischen Vorfahren unserer Anthoceroten ihre Geschlechtsorgane aus oberflächlich gelegenen Zellen angelegt und dieselben ursprünglich über der Thallusoberfläche ausgebildet haben und dass somit die Ausbildung der Wandschichte an den Geschlechtsorganen unserer Anthoceroten durch Vererbung zu erklären sei.

Erklärung der Tafel.

Sämmtliche Figuren, mit Ausnahme VIII, wurden mit der Camera lucida entworfen und bei einer Vergrößerung von 275 gezeichnet.

Fig. I. Längsschnitt durch den Thallus mit einer jungen Antheridien-Mutterzelle. Die stärker gehaltenen Wände bilden die Umgrenzung des rückenständigen Segmentes.

Fig. II. Junge Antheridienmutterzelle in der Nähe eines schon weiter entwickelten Antheridiums am Längsschnitte; nach innen an langgestrecktere Zellen (*e e e* wie Fig. I) angrenzend, nach aussen von zwei Zellschichten bedeckt.

Fig. III. Weiter fortgeschrittenes Antheridium: Nach Auftreten der ersten Längswände die niedere, tafelförmige Zelle (*t*) gebildet; das Antheridium beginnt sich bereits vom umgebenden Gewebe loszutrennen.

Fig. IV. Nach Auftreten der ersten Querwand sind in den vier oberen (Scheitel-) Zellen durch zur Oberfläche des Antheridiums parallele Wände (*i*) Innen- und Aussenzellen gebildet worden; der Hohlraum hat sich bedeutend vergrössert.

Fig. V. Frei präparirtes Antheridium, *a* im medianen Längsschnitte: Die Sonderung von Innenzellen (wie Fig. IV.) erfolgte erst nach Bildung der tafelförmigen Zelle (*t*), *b* optischer Querschnitt: Die ersten Längswände über's Kreuz gestellt, der innere Kreis entspricht dem optischen Durchschnitte der die Innenzellen abschneidenden Wände (*i i*).

Fig. VI. Noch älteres Stadium im optischen Längsschnitte *a* und im optischen Querschnitte *b*. Ausser dem ersten Stockwerke (I gleich der tafelförmigen Zelle *t* in Fig. III und V) sind durch Querwände in basipetaler Folge noch drei tiefere Stockwerke gebildet worden. Doch wurde nur das Stockwerk I in die Bildung des Antheridiumkörpers (*k*) einbezogen, das nächst tiefere Stockwerk (das oberste Stockwerk des Stieles (*o*) hat seine Zellenzahl durch je eine radiale Längswand (*v*) verdoppelt. In den Hüllzellen sowohl, wie in den Innenzellen sind weitere Theilungen erfolgt; das Antheridium ist nunmehr mit den vier Stielzellen des untersten Stockwerkes mit dem Gewebe in Verbindung.

96 Waldner. Die Entwicklung d. Antheridiums von *Anthoceros*.

Fig. VII. Frei präparirtes Antheridium, *a* im optischen Längsschnitte (Richtung des Pfeiles *y*), *b* im optischen Querschnitte. In die Bildung des Antheridiums (k) traten nicht nur die Innenzellen der vier oberen (Scheitel-) Zellen, sondern auch die Innenzellen des ersten und zweiten Stockwerkes (*I* und *II*), *st* der Stiel des Antheridiums, 1, 2, 3, 4, die successive aufeinander folgenden Querwände, *w w* die erste Theilungswand der obersten Hüllzellen.

Fig. VIII. Stark vergrössertes Antheridium in körperlicher Darstellung im Entwicklungsstadium von Fig. VII. Zahlen und Buchstaben haben dieselbe Bedeutung wie in Fig. VII.

Fig. 1.

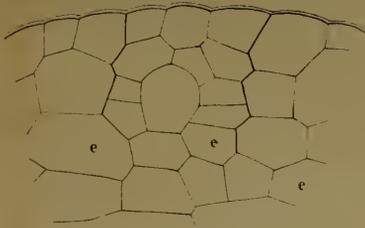


Fig. 2.

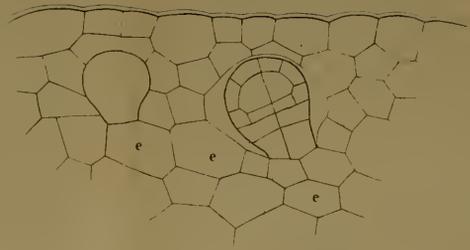


Fig. 3.

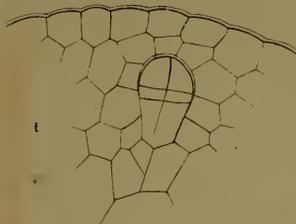


Fig. 5^a



Fig. 5^b



Fig. 4.

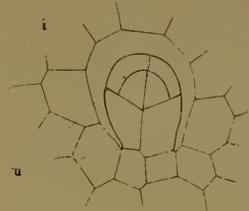


Fig. 7^a

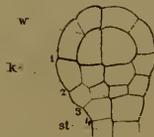


Fig. 7^b

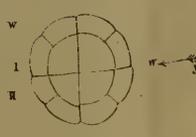


Fig. 8.



Fig. 6^a

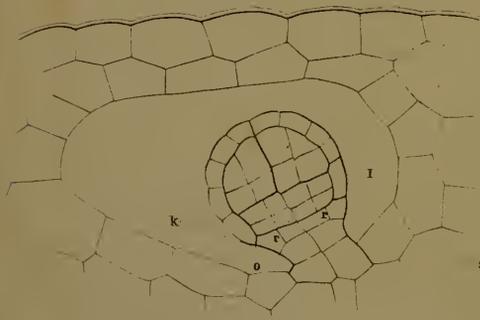


Fig. 6^b



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse](#)

Jahr/Year: 1877

Band/Volume: [75](#)

Autor(en)/Author(s): Waldner Martin

Artikel/Article: [Die Entwicklung des Antheridiums von Anthoceros. 81-96](#)